

La longévité des mollusques.

Ralph DUCHAMPS.

Av. Mozart, 52, B 1190 Bruxelles, Belgique.

KEYWORDS : Mollusca, ethology, growth and duration of live.

MOTS-CLES : Mollusca, ethologie, croissance et durée de vie.

ABSTRACT : Information concerning studies of the growth and the duration of life in molluscs.

RESUME : Informations concernant les études ayant trait à la croissance et à la durée de vie des mollusques.

INTRODUCTION.

Quiconque s'intéresse à l'étude des mollusques, se pose tôt ou tard la question de connaître l'âge que peut atteindre un individu d'une espèce donnée, avant de disparaître. (cfr. MOORE, 1960 & 1969) Répondre à cette question est chose difficile, mais on peut tenter d'examiner les différents critères qui entrent en ligne de compte, établir leur importance et définir une série de mesures. Celles-ci seront testées sur le plan de la signification, de la dispersion et de la corrélation, de manière à en déduire une méthode qui permettrait d'établir pour chaque espèce ou groupe d'espèces une espérance de vie.

Dans le passé, les chercheurs se sont contentés de faire des observations et (ou) des mesures de caractères dont la validité ou la méthode d'établissement n'étaient pas toujours prouvés. (cfr. ABBOTT, 1990).

Ne perdons pas de vue que nous examinons des êtres vivants qui répondent et réagissent à

des sollicitations diverses aléatoires et imprévisibles. L'individu doit être pris en charge à partir du début de son existence, c.-à-d. au stade de l'oeuf, de l'embryon, de la larve; et ce jusqu'à sa mort.

Sur un laps de temps suffisamment long, le taux de survivance est une constante et la population pour une espèce donnée demeure invariable, sauf accident majeur entraînant la disparition complète de cette espèce. Cette notion s'applique à une vie potentielle naturelle et normale qui doit être relativisée par une durée de vie maximale ou exceptionnelle mais différente de la durée de vie moyenne. Cette dernière devant encore considérer éventuellement la variabilité sexuelle pour des mollusques dioïques (cfr. FISCHER, 1950).

La réalité de la vie est tout autre, car le taux de natalité des mollusques est très variable, suivant les espèces et leurs conditions d'existence. Les vicissitudes rencontrées sont elles aussi très différentes (prédateurs naturels, pêche trop abondante, vie en captivité, pollution, etc.).

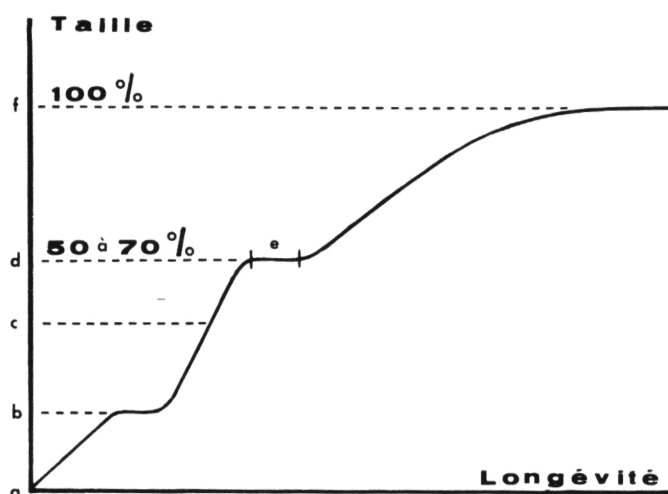


Fig. 1. La croissance des mollusques.

- a. naissance
- b. métamorphose
- c. jeunesse
- d. maturité sexuelle
- e. période de reproduction
- f. taille maximum au moment de la mort.

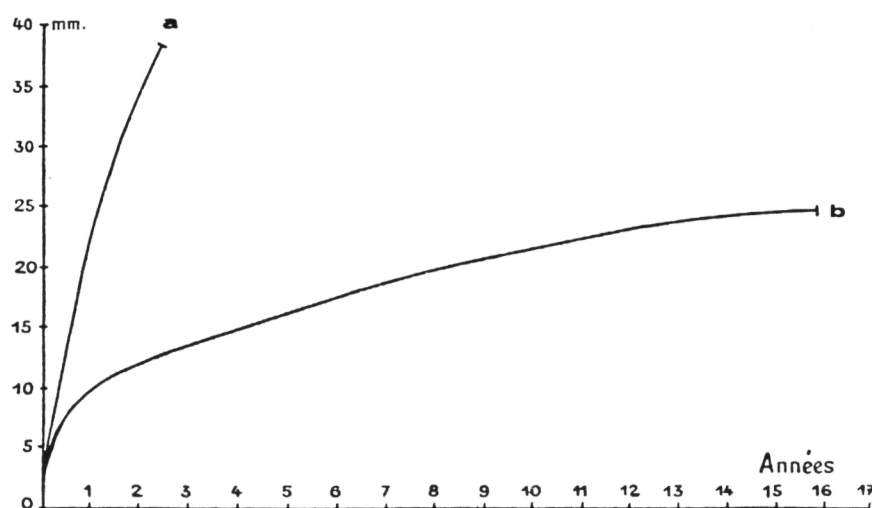


Fig. 2. Croissance comparée de *Patella vulgata* Linné, 1758 en fonction du milieu

- a. en milieu riche en matières organiques
 - b. en milieu plus pauvre
- (d'après FISCHER-PIETTE, modifié).

Par ailleurs, cette apparente fragilit  de la vie doit  tre pond r e par des exemples de tenacit . Dans son Manuel de Conchyoliologie de 1887, le Dr. Paul Fischer nous fait part des exemples suivants:

- Une moule d' tang envoy e d'Australie, et ayant s journ  durant un an hors de l'eau,  tait toujours vivante.

- Des Ampullaires du Honduras et d'autres ramen es d' gypte sont conserv es vivantes, alors qu'elles ne sont qu'emball es dans de la sciure de bois. Mr. Laidlay en avait plac  un certain nombre dans un tiroir sous le climat br lant de Calcutta et les y a retrouv es vivantes cinq ans plus tard.

Il s'agit d'un ph nom ne de m tabolisme ralent .

LA REPRODUCTION DES MOLLUSQUES.

Rappelons que chez les mollusques, les sexes sont s par s ou r unis sur un m me individu (hermaphrodisme) ou, dans des cas interm diaires, il y a changement de sexe et ce ph nom ne peut  tre r p titif.

Dans une  tude de long vit , il faut tenir compte de la proportion des sexes   un instant "t" donn , et suivre son  volution dans le temps. C'est ainsi que vers l' ge de la maturation, il y a en moyenne 60% de femelles et que cette disproportion s'accro t avec l' ge, dans la plupart des cas. Cette constatation n'est valable que pour des esp ces dio iques.

En effet, chez les hermaphrodites, la maturit  sexuelle fait que les individus se comportent d'abord en m le, puis en femelle. Cet  tat m le peut  voluer en une bisexualit  ou une alternance p riodique (*Ostraea edulis*). Cette modification est li e   la temp rature et   la production d'hormones (*Crepidula fornicata*).

Le d veloppement g nital du mollusque va g n ralement de pair avec son d veloppement somatique, mais pour atteindre la maturation, il faut b n ficier d'une s rie de conditions n cessaires et suffisantes, telles la nourriture, la lumi re, la photop riode, la temp rature du milieu, etc.

La p riode de ponte ou de reproduction est, en g n ral, bien connue pour une esp ce donn e et peut s'effectuer une seule fois, en alternance de p riodes d'activit  et de repos ou toute l'ann e (*Littorina rudis*). Cette p riode de reproduction peut  tre d cal e par rapport   la p riode habituelle en fonction de conditions climatiques (temp rature, lumi re, degr  hygrom trique, ensoleillement, etc.).

Le mode de reproduction se fait g n ralement par croisement d'individus, mais il y a des exceptions comme les Limn es qui, apr s une f condation se reproduisent durant six g n rations, de m me pour *Arion* durant cinq g n rations. Ces exceptions pourraient s'expliquer par parth nog n se (*Hydrobia jenkinsi*) ou par autof condation pour des individus hermaphrodites (*Anodonta cygna*). L'hybridation est rarement r alis e chez les mollusques, car presque toujours st rile et la f condation s'effectue d'une mani re externe ou par accouplement.

La f condation externe pour certains mollusques aquatiques, se r alise par une  mission de sperme et sa pr sence dans l'eau provoque l' mission d'ovules.

Dans le cas d'une f condation interne, la ponte se d roule quelques heures, quelques jours ou quelques mois apr s l'accouplement. La dur e de la ponte peut  tre tr s br ve si, comme dans le cas de *Neritina fluviatilis*, il y a un oeuf   la fois. Par contre pour *Lymnea stagnalis*, on a d nombr  70 pontes en 263 jours. Un autre exemple est celui de *Cepaea hortensis* pour qui le d clenchement d'une ponte peut se poursuivre jusqu'  trois ans, sans nouvel accouplement.

Le nombre d'oeufs  mis est  galement tr s variable :

- 1500   2000 chez *Oliva vidua*; des milliers chez les Prosobranches p lagiques; des dizaines de milliers chez *Argonauta argo*; 1.5 million chez *Ostrea edulis*; 100 millions chez *Teredo dilatata*.

-Enfin la forme de la ponte et l'endroit du d p t de celle-ci sont  galement des facteurs qui influencent l'esp rance de survie (oeuf prot g  par un enduit, une enveloppe molle mais r sistante ou une coquille calcaire).

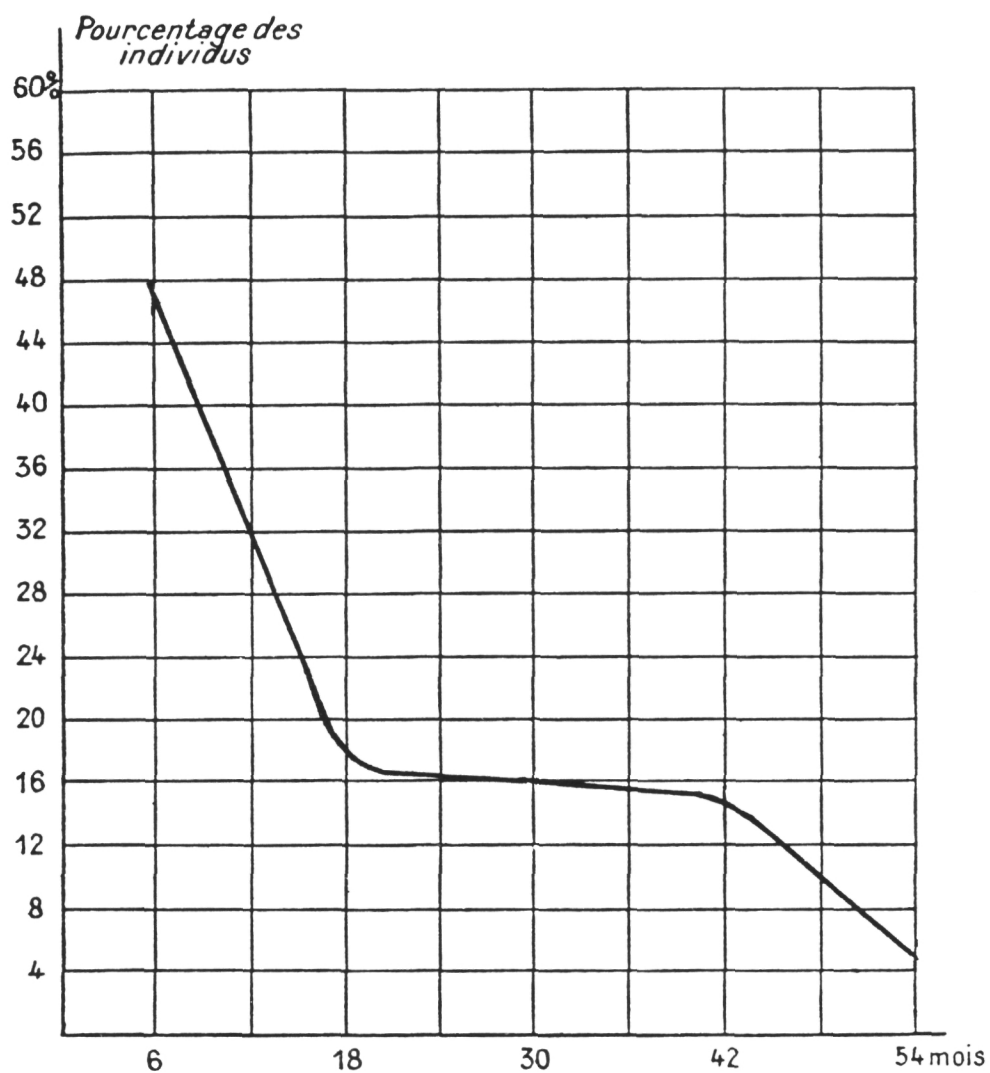


Fig. 3. Pourcentages des individus de divers  ges de *Gibbula umbilicalis* (da Costa, 1778) r pertori s   la fin de l' t  (d'apr s PELSENEER, P., modifi ).

Celle-ci est mise   l'abri dans des crevasses, adh re   un flotteur, se trouve sur ou sous la femelle, sur ou sous des v g taux, enfouie dans le sol, etc.

LA CROISSANCE.

C'est   la naissance que d bute la long vit , mais c'est aussi la premi re prise de nourriture et le d but de la croissance. Cette derni re n'est pas uniforme; elle d pend de l' ge, du sexe, des conditions du milieu et s'arr te momentan ment pendant la m tamorphose pour reprendre tr s activement pendant la jeunesse. Un nouveau ralentissement intervient durant la maturit  sexuelle avec un arr t complet en p riode de ponte. Une reprise de la croissance s'effectue par la suite pour ne s'arr ter qu'au moment de la mort. (Fig. 1).

Pourtant entre l' ge adulte et l' ge maximum, la croissance est fortement ralentie au profit de l' paississement de la coquille et d'une modification du rapport taille/poids. Au moment de la maturit  sexuelle, la taille des individus atteint souvent 50   70 % du maximum. (cfr. PELSENEER, 1938). Ceci n'est nullement g n ralisable, car qui ne conna t des exemplaires de *Cypraea cervus* juv niles, d'une taille plus grande que les adultes g n ralement rencontr s. Selon la profondeur   laquelle vit un exemplaire donn , sa taille sera modifi e. (en Floride, *Oliva sayana* vit   faible profondeur et peut mesurer 7 cm. alors qu'un exemplaire recueilli   grande profondeur dans le Golfe du Mexique et tout aussi adulte, ne mesure que 3,5 cm.). La rapidit  de la croissance et la taille atteinte peuvent  galement  tre le r sultat d'une vie en milieu plus ou moins riche en mati re organique. (Fig. 2)

Un autre aspect de la croissance est celui du poids total de l'individu compar  au poids de la coquille, au poids des parties molles et   la taille du sp cimen. Mais ici encore, il faut demeurer prudent dans ces comparaisons car pour  tablir la croissance pond rale d'un mollusque terrestre il faut tenir compte de sa te-

neur en eau, qui elle, r sulte de l' tat hygrom trique du milieu dans les semaines ou les mois qui ont pr c d .

Si nous avons vu que la croissance n'est pas un ph nom ne continu, ni r gulier, elle ne peut non plus s' tablir en un rapport entre la taille de l'ovule et du sp cimen adulte. En effet, ce rapport est de 100 pour un *Chiton cinereus*, de 400 pour *Patella vulgata* et que dire d'*Octopus vulgaris* dont l'oeuf de moins d'un centim tre donne des adultes atteignant 3 m. ou certains *Architeuthis* dont la taille, bras  tendus, peut atteindre 15   18 m.

LA DUREE DE VIE.

Selon diverses observations, et suivant une  tude r alis e par Paul PELSENEER (1933), la dur e de l' ge jeune est en relation avec la dur e de vie totale, dont elle repr sente environ 20% . C'est aussi au cours de cette p riode (vie larvaire et phase jeune) que la mortalit  est consid rable. Par contre au stade adulte, qui comprend 65   80% de la dur e de vie, la mortalit  est r duite. (Fig. 3). On peut dire que l'esp rance de vie, longue ou prolong e, est de 2/(le nombre d'oeufs), sachant que la population pour une esp ce donn e est constante (sauf ph nom ne anormal ou particulier).

En fonction de ce que nous avons vu pr c demment, reprenons les facteurs r ducteurs ou d'accroissement de la dur e de vie:

- conditions d'existence (alimentation, salinit , profondeur...);
- p che trop abondante;
- maladies et parasites;
- pollution;
- m tabolisme ralenti;
- hibernation fr quente ou prolong e;
- p riode de maturation;
- p riode de ponte favorable ou non;
-  volution de la croissance;
- climatologie (temp rature, humidit ...);
- accidents;
- milieu prot g  ou non.

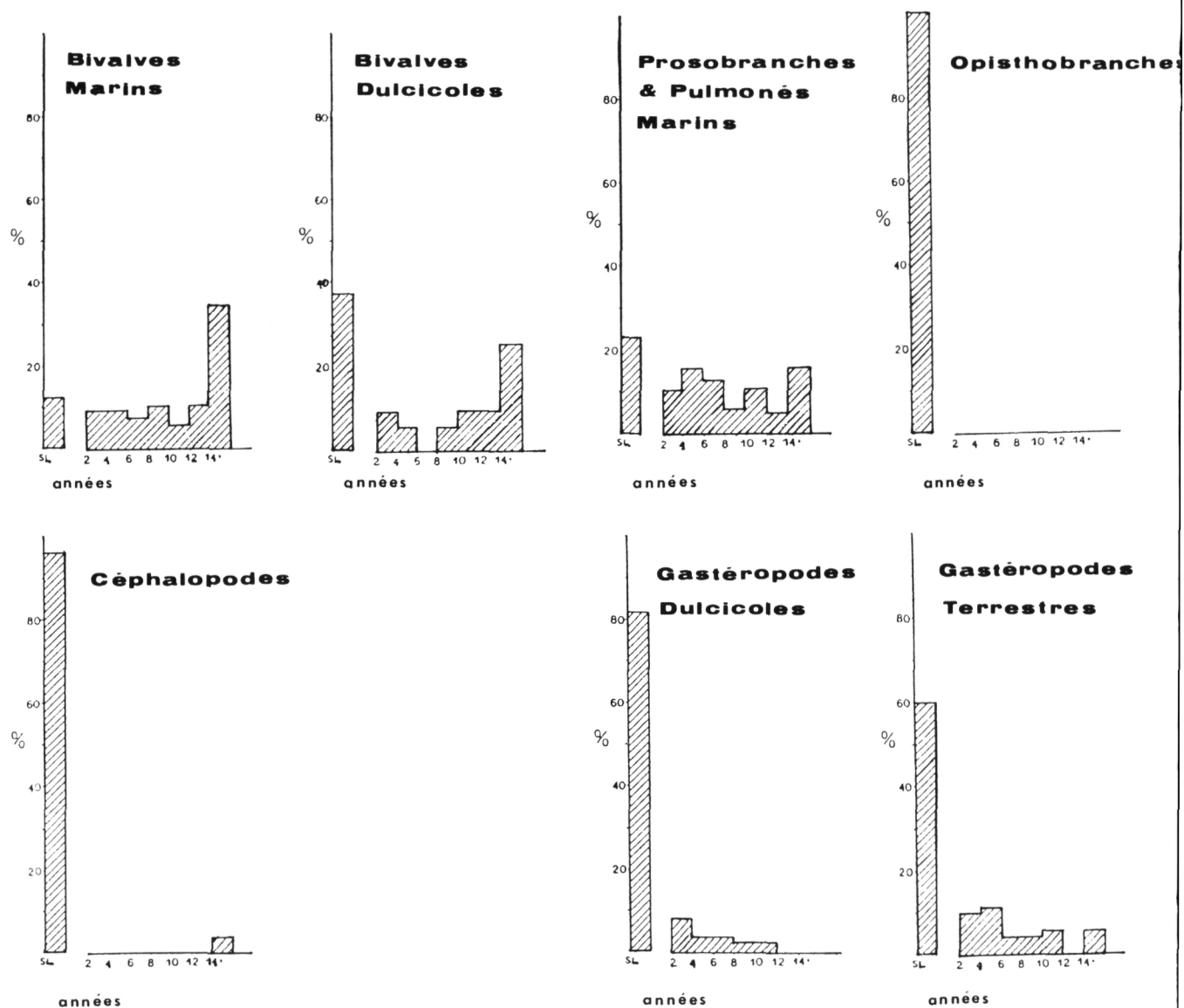


Fig. 4. Fréquences des durées de vie dans les diverses classes de Mollusques (d'après HELLER).

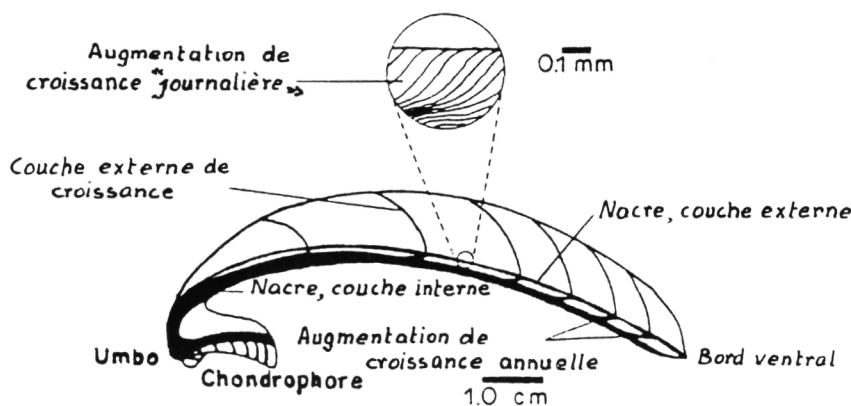


Fig. 5. Coupe transversale d'une valve de *Spisula solidissima* (Dillwyn, 1817) montrant les augmentations de croissance annuelle et "journalière". Cette dernière vue au microscope (d'après JONES, D.S.).

Les études publiées font état de mollusques à vie courte (S.L. Short lived) dont la durée n'excède pas 2 ans ou ne se reproduisant que durant une saison. La seconde catégorie à vie longue (L.L. long lived) reprend tous les autres (HELLER, 1990). Si la longévité va de 2 mois à 200 ans, on peut dire que beaucoup de mollusques ont la vie longue et principalement les bivalves.

Les terrestres et marins à durée de vie courte sont caractérisés par:

- un manque de coquille externe;
- une coquille externe semi-transparente;
- une vie en microenvironnement avec exposition aux fortes radiations solaires et (ou) aux fortes températures;
- une vie dans un environnement tel qu'il favorise la reproduction au plus tard au cours de l'année;
- des espèces de petite taille.

Polyplacophores.

A quelques exceptions près, toutes les espèces ont une durée de vie courte; notons cependant *Chaetopleura apiculata*: 4 ans et *Cryptochiton stelleri*: 25 ans.

Scaphopodes.

Durée de vie limitée et peu d'études ont été réalisées au sein de cette classe. *Dentalium tarentinum* peut vivre 2 ans environ.

Gastéropodes.

PROSOBRANCHES.

Il y a environ 20.000 espèces dont la durée de vie est longue, pour 2000 espèces ayant une courte durée de vie. L'étude réalisée par Heller porte sur 2% des espèces récentes.

OPISTHOBRANCHES.

L'étude a porté surtout sur des espèces marines, constituées en majorité par des Nudibranches classés en 3 catégories et représentant 7% des espèces récentes.

* Espèces subannuelles dont la durée de vie va de quelques semaines à quelques mois et qui se nourrissent de proies éphémères, souvent des hydrozoaires.

* Espèces annuelles qui se nourrissent d'animaux qui persistent dans le temps, tels que les éponges, bryozoaires, bernacles.

* Espèces bisannuelles qui se nourrissent d'animaux vivant longtemps.

Pulmon s basommatophores d'eau douce.

Ils ont une dur e de vie tr s courte et il est possible dans le courant de la m me ann e de trouver deux voir trois g n rations, ce qui complique les observations et pourrait engendrer une d viation des r sultats.

Le cas des Prosobranches d'eau douce est tr s diff rent, car ils ont une dur e de vie plus longue.

Par ailleurs, il faut attirer l'attention sur la classification de long vit  de courte dur e, dont les param tres ne sont pas uniformes. En effet, on y regroupe des esp ces   reproduction it rative, procr ant une douzaine de sp cimens, avec des esp ces semelopaires qui, en une ponte, produisent quelques millions d'oeufs. Cela donne une situation o  des mollusques qui vivent trois ans durant lesquels ils se reproduisent deux fois, sont r pertori s dans la classe de vie de longue dur e, alors que ceux de m me long vit  (3 ans) mais ne se reproduisant qu'une fois sont consid r s comme ayant une courte long vit . C'est le cas des C phalopodes. (Fig.4)

Quelques m thodes qui pourraient servir   l' tablissement d'un tableau de long vit  des mollusques.

- Comptage des lignes de croissance.(cfr. GUZMAN & RIOS, 1987) C'est le proc d  utilis  par les botanistes pour  valuer l' ge d'un arbre. Nous avons vu pr c demment combien la croissance  tait irr guli re; de plus, chez les vieux sp cimens, il y a usure de ces lignes. Dans d'autres cas il s'agit de compter les zones lamelleuses. Une hu tre de 18 mois poss de 2   5 zones lamelleuses; une hu tre de 4 ans en compte de 3   8 . On voit l'impr cision!

Pour les bivalves, il existe une autre m thode qui consiste   effectuer une coupe saggitale de la valve qui laisse appara tre une alternance de couches blanches et larges avec des couches fonc es et  troites. La combinaison de ces accroissements repr sente un cycle annuel de croissance de la coquille, (cfr JONES, 1989; MAGRUDER & KAY, 1983). Toutefois, ces

lignes d'accroissement peuvent contenir des marques fausses et perturbantes. (Fig. 5).

- Composer un  chantillon de mollusques dont les individus marqu s sont recaptur s p riodiquement pour subir les mensurations et pes es.

- Observer et noter toutes les indications jug es int ressantes sur des sp cimens sauvages mais menant une vie s dentaire.

- Suivre en captivit  des mollusques nomades, en sachant que les observations comporteront une s rie d' l ments subjectifs. (non pr sence de pr dateur, pas d' carts climatologiques, etc.)

- Etablir statistiquement une distribution de fr quences pour une population donn e en les sortant de leur milieu et en les classant par groupe d'individus  quidimensionnels. Cette m thode appliqu e   des esp ces s dentaires ou enclines   des d placements tr s limit s donne des groupes d' ge et leur  volution dans le temps.

- Effectuer une analyse isotopique de la coquille par Ra^{228} ou oxyg ne. (cfr. KRASNOV, ZOLOTAREV, IGNIATIEV, et al., 1975)

- Effectuer une analyse spectrale de la coquille.

- Effectuer des mesures photom triques (flamme).

- Titrage du Mg et du Ca et  tablir la distribution du ratio Ca/Mg dans la coquille.

COMMENTAIRES.

Il faut demeurer tr s prudent dans l'enregistrement de r sultats, et surtout  viter d'en tirer des conclusions trop h tives. Nous citerons ci-apr s quelques exemples :

* *Enteroxenos* et *Thyonicola* sont des endoparasites d'holothuries dont ils sont d pendants.

* *Neritina granosa* est end mique de Haw i et vit en eau douce. La femelle donne naissance   des milliers de larves velig res qui se nourrissent de plancton accumul  par le courant.

* *Campeloma rufum* est un mollusque d'eau douce qui se reproduit par parth nogen se.

* *Viviparus*, le mâle vit souvent moins longtemps que la femelle

* *Leptoxis carinata*. La reproduction est biennale.

* *Aegopinella nitidula* a un cycle de vie biennal avec maturation retardée et recouvrement de générations.

* *Limax flavus* et *maximus* sont des espèces annuelles, mais COMFORT (1957) a conservé en vie, durant cinq ans, des animaux en captivité (pour étude).

* *Liguus fasciatus* qui vit aux Antilles dans les arbres, et dont la reproduction a lieu vers l'âge de 4 ans, après quoi beaucoup d'exemplaires meurent. Classés semelopaires mais les survivants deviennent itératifs.

* *Mysella bidentata*, petit bivalve qui vit en association avec des ophiures. Durant la 2ème année de sa vie, a une fonction mâle et au bout de 3 ans devient hermaphrodite.

* *Lasaea rubra*, petit bivalve qui vit dans l'étage supralittoral au milieu d'une algue noire *Lichina pygmaea*. Coquille humectée tous les 15 jours aux grandes marées, doit incuber les jeunes dans sa cavité branchiale. A leur naissance, les jeunes n'ont jamais vu la mer libre et sont déjà capables de subvenir à tous leurs besoins.

* *Donax vittatus*, vit 3 ans dans le Sud de l'Atlantique et 7 ans dans le Nord.

* *Margaritifera margaritifera*, bivalve d'eau douce à croissance très lente, met 20 ans à atteindre la maturité sexuelle. Sa durée de vie est longue, 116 ans.

* *Octopus dolfeini* est parmi les plus grands Octopodes 9,6 m. 272 Kg. Il met 2 à 3 ans pour atteindre sa taille maximale. Mâle et femelle arrêtent toute alimentation au moment de la reproduction et meurent peu après. Toutefois certains mâles vivent 1 à 2 ans de plus s'ils n'ont pas eu d'accouplement.

* *Bathypolypus articus* est un Octopode de grande profondeur (-1000 m, t^{max} de l'eau: 6°C). Développement embryonnaire 1 an, croissance 1 an, gamétogenèse 1 an et 1 an pour la reproduction = 4 ans.

Le nombre d'exemples tributaires de facteurs aléatoires, d'exceptions, de cas limites que l'on

pourrait considérer comme ayant une durée de vie courte ou longue est susceptible d'être allongé, mais n'apporterait pas d'éléments significatifs.

CONCLUSION.

La prudence s'impose dans la récolte des données ayant trait à la longévité des mollusques, et l'enregistrement de résultats pour être probants, doit tenir compte du grand nombre d'erreurs possible. Avant de tirer des conclusions il faut recouper les éléments acquis par d'autres méthodes d'acquisition, de manière à confirmer ou infirmer ceux-ci.

Ainsi que nous le disions en débutant cet exposé, nous avons à faire à des êtres vivants, c'est donc par des observations suivies, et des investigations répétées que nous pourrions améliorer nos connaissances dans le domaine.

OUVRAGES CONSULTÉS.

ABBOTT, R.T. 1990. The Life Span of Mollusks. *American Conchologist*, 18: 25.

COMFORT, A. 1957. The Duration of Life in Molluscs. *Proc. Malac. Soc. Lond.*: 219-241.

FISCHER, P. 1887. Manuel de Conchyliologie. Librairie Savy, F. Paris.: 101-105.

FISCHER, P.H. 1950. Vie et Mœurs des Mollusques. Payot, Paris.: 1-312.

GUZMAN, L.F. and RIOS, C.F. 1987. Age and Growth of the Subantarctic Limpet *Nacella (Patinigera) magellanica magellanica* (Gmelin, 1791) from the Strait of Magellan, Chile. *The Veliger* 30(2): 159-166.

HELLER, J. 1990. Longevity in Molluscs. *Malacologia* 31(2): 259-295.

JONES, D.S. 1989. Growth Rings and Longevity in Bivalves. *American Conchologist* 17(1): 12-13.

KRASNOV, E.V., ZOLOTAREV, V.N., IGNATIEV, A.V., et al. 1975. Physical and Chemical Methods for Studying Growth of Marine Mollusks. *Malacological Review*, 11: 153-154

MAGRUDER, W.H. and KAY, E.A. 1983. Growth Rates of the Limpets *Cellana exarata* (Reeve) and *C. sandwicensis* (Pease) in Hawaiian Islands. *Venus*, 42(2): 174-182.

MOORE, R.C. 1960. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part I Mollusca 1, Gastropoda, General Features, The Geological Society of America and The University of Kansas Press, N.Y.,: 87-88.

MOORE, R.C. 1969. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N Mollusca 6, Bivalvia, p.11 The Geological Society of America and The University of Kansas Press, N.Y.

PELSENEER, P. 1933. La dur e de la vie et l' ge de la maturit  sexuelle chez certains Mollusques. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 64: 99-100.

PELSENEER, P. 1938 Essai d'Ethologie Zoologique. Palais des Acad mies, Bruxelles,: 617-621.

